Beiträge zur Kenntnis der Gattung Fouquiera[1]).

Von

Karl Reiche.

Mit 8 Figuren im Text.

Ungefähr 10 km nördlich von Mexiko, im Bereich der Sierra de Guadalupe, befinden sich die beiden einzigen Standorte, auf welchen eine *Fouquiera*, und zwar *F. formosa* H.B.K., in der Nähe der Hauptstadt vorkommt. Das reichlich vorhandene Material veranlaßte mich zum eingehenden Studium dieser Pflanze, in der Hoffnung, dadurch zur Klärung der viel umstrittenen systematischen Stellung dieser interessanten Gattung resp. Familie beitragen zu können. Außer *F. formosa* standen mir noch *F. splendens* Engelm. in reichlichem, *F. Macdougalii* Nash in spärlichem Herbarmaterial zur Verfügung. Die nachfolgende Darstellung bezieht sich zunächst, wenn nicht anders angegeben, auf *F. formosa*.

F. formosa ist ein Strauch oder ein niedriger, etwa bis 5 m hoher Baum mit kurzem, dickem (in einem Falle von 1,40 m Umfang über dem Boden), von glatter, gelbgrüner Rinde überkleidetem Stamme und zahlreichen, rutenförmigen, etwas hin und hergebogenen, dornigen, brüchigen Ästen. Er sieht einem gewaltigen, nach aufwärts gerichteten Besen nicht unähnlich (Fig. 1). Die kleinen, spatelförmigen, zumeist büschelig gestellten Blätter fallen nicht sehr ins Auge, umsomehr die endständigen Büschel von Ähren granatroter Blüten. Die dicken Wurzeln streichen nahe der Oberfläche des Bodens hin. In den folgenden Paragraphen sollen 1. die Vegetationsorgane, 2. die Reproduktionsorgane, 3. die systematische Stellung und 4. die Biologie und Ökologie unserer Pflanze behandelt werden.

§ 1. Die Vegetationsorgane.

Zunächst ist auf die verschiedenen Arten von Sprossen hinzuweisen, welche den eigentümlichen Habitus des Baumes bedingen. Es sind Haupt-

1) Ich schreibe *Fouquiera*, nicht *Fouquieria*, in Anschluß an Engler, Syllabus, 1902, p. 264, unter Berücksichtigung von Règles intern. de la nomenclat. bot. 1906, p. 56. Art. 25 Empfehlung IVb (Beispiel: Kernera).

und Seitensprosse zu unterscheiden. Erstere bedingen mit ihrem kräftigen Spitzenwachstum die Verlängerung der Zweige, letztere brechen seitlich aus jenen hervor, und zwar sind die unteren ebenfalls mit Spitzenwachstum begabte Bereicherungssprosse, die mittleren und oberen aber Kurztriebe. Die Haupt- und Bereicherungssprosse mögen als Langtriebe zusammengefaßt werden. Sie sind in der Jugend mit einzelligen Haaren und dunkelroter Epidermis bekleidet; die nebenblattlosen Blätter alternieren; ihre Stiele, mit Ausnahme der untersten, laufen eine Strecke weit vereint mit den alsbald näher zu betrachtenden Dornen. In den Achseln dieser Blätter des heurigen Sprosses werden nun sehr zeitig im Jahre Seitensprosse angelegt, von der Epidermis und dem Rindenparenchym seitlich so stark überwallt, daß man zunächst an eine endogene Entstehung zu denken geneigt ist. Diese Seitentriebe kommen, wenn sie den mittleren und oberen Blättern angehören, meist im zweiten Jahre zum Durchbruch, ragen aber mit ihrer Spitze gar nicht über die Blattachsel hervor, sondern senden, nachdem sie einige schuppenförmige Niederblätter getrieben haben, einen Büschel dicht spiralig gestellter, kahler Blätter heraus. Diese Kurztriebe sind dornenlos, stehen aber, nachdem die Blätter des Langsprosses abgefallen sind, in den Achseln der erhalten gebliebenen Dornen; sie wachsen etwas in die Dicke, verholzen und bringen Blätter in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren hervor. Aus dem Vorstehen-



Fig. 1. *Fouquiera formosa* in der Sierra de Guadalupe bei Mexiko.

den ergibt sich, daß der heurige Sproß mit seinen einzeln stehenden Blättern sehr verschieden aussieht vom mehrjährigen, mit seinen zahlreichen seitlichen Blattbüscheln. Wenn also NIEDENZU[1]) die Arten seiner Sektion *Eufouquieria* danach scheidet, ob in den Achseln der Dornen der Hauptäste Kurztriebe stehen oder nicht und unter den letzteren Fall *F. formosa* einbezieht, so ist er offenbar in den verzeihlichen Irrtum verfallen, zu dem ihn sein unvollständiges Herbarmaterial verleitet hat; beiläufig gesagt, ist auch seine daselbst gegebene Unterscheidung von langen und kurzen Dornen unhaltbar, da am heurigen Triebe die Dornen oft 2 cm lang, am mehrjährigen aber häufig bis auf kurze Spitzen abgebröckelt sind.

Nach Erörterung der Sproßfolge mögen einige Angaben über den inneren Bau der betreffenden Organe Platz finden. Da die nur in der Jugend schwach behaarten, später kahlen und glänzenden, dunkelgrünen Blätter nach allen Richtungen abstehen, so ist die Anordnung ihrer Gewebe nicht deutlich dorsiventral, sondern leicht isolateral, mit schwacher Förderung des Palissadenparenchyms der Oberseite. Die Spaltöffnungen, ohne Nebenzellen, liegen auf beiden Seiten und in der Fläche der Epidermis. Manchmal sind die Innenwände einiger Epidermiszellen schleimig verdickt. Idioblasten, äußere und innere Drüsen und sonstige Sekretbehälter fehlen vollständig. Der eigenartige Bau des Blattstieles soll mit dem des Sprosses abgehandelt werden.

Die innere Beschaffenheit des Langsprosses wird am besten entwicklungsgeschichtlich, vom Neutrieb ausgehend, dargelegt. Ein solcher, im vorliegenden Falle etwa 3 mm dick, ist von rotbrauner Farbe; rechts und links vom Ansatz der Blätter, führt je eine seichte Längsfurche abwärts, die schließlich auf den Ursprung eines tiefer gelegenen Blattes auftrifft. Unter der Epidermis liegt ein mehrschichtiges Meristem von prosenchymatisch gestreckten Zellen. Das Rindenparenchym ist noch durchaus gleichförmig, es enthält zumal noch keine Steinzellen. Ältere, etwa doppelt so dicke (6 mm) Sprosse sind zweifarbig; denn einmal haben sich die von den Blattinsertionen abwärts ziehenden und seitlich von den ursprünglichen Längsfurchen begrenzten braunen Regionen erhalten; ferner aber haben sich jene Furchen zu grauen Gewebestreifen verbreitert. Anatomisch (Fig. 2) geben sich diese Farbenverschiedenheiten dadurch kund, daß den grauen Streifen ein oberflächlich gelegenes, sparsam von Lenticellen durchbrochenes Periderm entspricht, um dessen Betrag die Oberfläche des Sprosses bei seinem Dickenwachstum von 3 auf 6 mm Durchmesser zugenommen hat. Unter den braunen Längsstreifen hat das anfänglich vorhandene Meristem ein verholztes, kurz prosenchymatisches Stereom gebildet, unter welches aber bereits das eben erwähnte Periderm von den Seiten her herumzu-

1) Natürl. Pflzfam. III. 6, S. 298.

greifen beginnt. Mit zunehmendem Alter verbreitern sich die Peridermstreifen und übertreffen bald die braunen, überhaupt nicht wesentlich in die Breite gegangenen Streifen; alsdann werden letztere durch die unter ihnen stattfindende Peridermbildung herausgeschält und abgeworfen und der nunmehr fingerdicke Sproß ist einfarbig grau. Da nun schließlich im Peridermmantel sukzessive dünne Schichten der schon beschriebenen, kurz prosenchymatischen, verholzten Elemente (Trennungsphelloide) auftreten, so blättert die Borke älterer Äste und Stämme in Form dünner Häute ab; diese sind festem, gelblichem Pauspapier ähnlich und verbrennen mit leuchtender, rußender Flamme, als ob sie einen wachsartigen Körper in ihren Zellmembranen enthielten. — Unterdessen sind aber auch im anfänglich grünen, gleichförmigen Rindenparenchym einige Veränderungen vor sich gegangen. Zunächst sei auf die große Menge von Kristallen hingewiesen, die weder von heißen Alkalien noch von Säuren gelöst werden, auch fand durch H_2SO_4-Zusatz keine Umwandlung in Gipsnadeln statt; handelt es sich um Silikate? Ferner sind Gruppen stark verholzter und von Tüpfelkanälen durchzogener Steinzellen vorhanden, die nicht zu einem kontinuierlichen Ringe zusammenschließen. Endlich sei eines histologischen Elementes gedacht, welches in den ein- und zweijährigen Sprossen mit großer Deutlichkeit hervortritt.

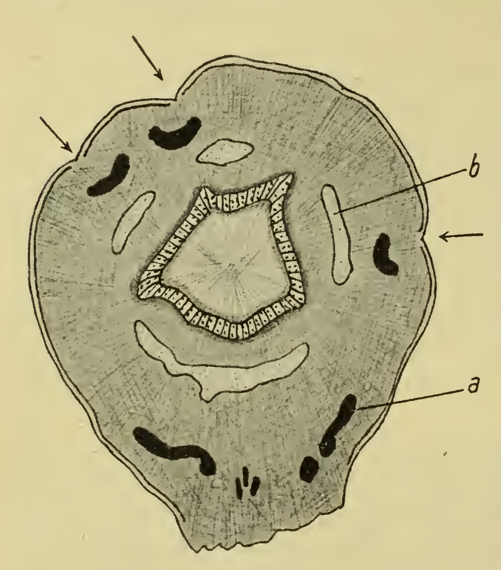


Fig. 2. Querschnitt durch einen zweijährigen Sproß, schwach vergrößert. Die Pfeile bezeichnen die Furchen, welche von den Blättern herablaufen. Die dem Umriß parallel laufende Linie gibt das verholzte Stereom an. *a* Gruppen verholzter Steinzellen. *b* Inseln farblosen Gewebes.

Auf Quer- und Längsschnitten gewahrt man zwischen den Steinzellgruppen und Phloempartien der Rinde Inseln von großzelligem, dünnwandigem Parenchym, welches durch den fast gänzlichen Mangel an Zellinhalt zu dem Nachbargewebe in scharfen Gegensatz tritt; weder geformte Elemente (Stärke), noch ungeformte (die sonst reichlichst vorhandene Gerbsäure) kommen in ihm vor, mit Ausnahme kleiner, durch Säure unzerstörbarer, in Alkoholmaterial gelber Körner. In älteren Zweigen mit geschlossenem Peridermmantel sind diese Parenchyminseln kaum mehr nachweisbar, da alsdann das umgebende ältere Gewebe selber inhaltsarm wird und sämtliche Bestandteile der Rinde durch den Druck des Dickenwachstums De-

formationen erleiden. Ob und welche Bedeutung diesen Zellkomplexen zukommt, vermag ich nicht zu sagen. Die naheliegende Vermutung, daß es sich um Gewebe handelt, die einer schließlichen Desorganisation anheimfallen — an welche die Harzproduktion der *Fouquiera splendens* zu denken gestattet — habe ich für *F. formosa* nicht bestätigen können; für *F. splendens* fehlte es mir an Material. In der mir zur Verfügung stehenden Literatur habe ich keine Angabe über das fragliche Gewebe finden können, auch nicht in SOLEREDERS Anatomie; es erklärt sich dies aus der Zerstörung, welche das saftige Rindenparenchym in den Herbarexemplaren erlitten hat.

Die Kenntnis des Baues der Rinde eröffnet uns nun das morphologische Verständnis der Dornen. Sie sind bis in die neueste Zeit[1]) irrtümlich als »verdornende Mittelrippen der Blätter« angesehen worden, obwohl ROBINSON[2]) bereits 1904 eine in der Hauptsache richtige Darstellung ihrer Herkunft gegeben hat. Verfahren wir auch hier entwicklungsgeschichtlich. Untersucht man die Blattstiele an einem jungen Langtriebe, so findet man, daß die rotbraune Farbe und feste Beschaffenheit der Rinde sich ein Stück an der Unterseite der grünen Blattstiele hinaufzieht, in Form eines schmalen, spitz zulaufenden Streifens; nur die untersten Blätter eines Sprosses haben gleichfarbige Stiele. Ein Querschnitt durch jene auf der Oberseite grünen, auf der Unterseite rotbraunen Blattstiele lehrt, daß die letztgenannten Teile durchaus den inneren Bau der primären Rinde haben, insofern sie unter der Epidermis die oben erwähnte Schicht kurzer, prosenchymatischer Elemente enthalten. Bald aber bildet sich eine kleinzellige, quer den Blattstiel zwischen dem rotbraunen und grünen Anteil durchsetzende Trennungszone, in welcher sich der untere Teil als Dorn ablöst, der obere als Blattstiel bestehen bleibt, vermutlich infolge von Spannungen, welche zwischen den ungleichnamigen Geweben auftreten, und zwar nicht erst zur Zeit des Blattfalles, wie NASH angibt, sondern bereits in jugendlichen Blättern. Da die Trennungszone unterhalb des Gefäßbündels des Blattstieles verläuft, so hat der Dorn natürlich kein eigenes Bündel und er entbehrt gleichfalls auf der Oberseite einer besonderen Epidermis; sie wird ersetzt durch das oberflächlich vertrocknende, prosenchymatische, die Masse des gesamten Dornes ausmachende Gewebe, in dessen Rauhigkeiten sich gern Pilzmycelien einnisten. Mit zunehmendem Alter wird auch die Epidermis der Flanken und der Unterseite abgestoßen. Durch Mazeration in Kalilauge kann man leicht nachweisen, daß der Dorn nur eine, streckenweise und zeitweilig dem Blattstiele anhängende, spitze Ausstülpung des Rindenparenchyms ist: sie bilden nach Zerstörung der anderen Gewebe

1) ENGLER, Syllabus der Pflanzenfamilien, 1912, S. 264.

2) ROBINSON, W. J., The spines of *Fouquieria*. Bull. Torr. Bot. Club, vol. 31 (1904) p. 45—50.

ein einheitliches Stück. — Übrigens wird hier die landläufige Unterscheidung zwischen »Dorn« und »Stachel« schwierig. Betrachten wir das Organ als umgewandelten Teil eines Blattstieles, so müssen wir es als »Dorn« bezeichnen; fassen wir es auf als einen nur unwesentlich mit dem Blattstiel zusammenhängenden Teil des Rindenparenchyms, so ist die Benennung »Stachel« oder, besser, »Emergenz« vorzuziehen.

Über die Beschaffenheit des Holzkörpers soll später gehandelt werden, wenn er mit dem anderer, mit *Fouquiera* als verwandt betrachteter Arten zu vergleichen ist.

§ 2. Die Reproduktionsorgane[1]).

Die Blüten der Fouquieraceen sind rispig oder ährig angeordnet. Um über die gegenseitige Lagerung ihrer Teile ins klare zu kommen, habe ich als zweckmäßig gefunden, sie mit Paraffin zu tränken, als ob es sich um Vorbereitung von Mikrotompräparaten handelte und sie dann mit dem Rasiermesser in nicht zu dünne Schnitte zu zerlegen.



Fig. 3. Diagramm von *F. formosa*.

Bei der genauer untersuchten *F. formosa* stehen die Blüten in Ähren, welche zu wenigen gegen das Ende der Langtriebe zusammengedrängt sind; jede Ähre entspricht ihrer Stellung nach einem Kurztrieb. Die einzelne Blüte befindet sich in der Achsel eines abfälligen, schuppenförmigen Tragblattes und ist am Grunde von zwei seitlichen kleinen Vorblättern umgeben (Fig. 3). Die fünf Kelchblätter sind nach dem Grunde zu stark verdickt, fest und starr und nach dem oberen stumpfen Rande zu korollinisch gefärbt; das unterste fällt nach vorn und dabei genau über das Tragblatt. Es ist in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar, weil mit beiden Rändern seine Nachbarn deckend; diese selbst decken mit dem einen Rande, während ihr anderer gedeckt wird. Die drei äußeren Kelchblätter sind die in der Knospe überhaupt sichtbaren; von den beiden folgenden, von ihnen gänzlich eingehüllten, umschließt das äußere das innere. — Die Deckung der fünf breiten und kurzen Kronzipfel ist die der Kelchblätter; auch hier sind im Knospenzustande nur die drei äußeren sichtbar, weil sie die beiden inneren völlig umfassen. Jene, die drei äußeren, sind entweder nach rechts oder nach links gedreht, oder aber eines liegt ganz außen, eines ganz innen und das dritte alsdann halb außen und halb nach innen; stets aber so, daß einer dieser drei Kronlappen genau über das äußerste Sepalum fällt. Alle drei Deckungsarten können sich in ein und derselben Ähre von *F. formosa*

1) Nash, G. V., A revision of the family *Fouquieriaceae*. Bull. of the Torr. Bot. Club, vol. 30 (1903) p. 449—459.

finden. Sie können als aus der gedrehten und quinkunzialen gemischt angesehen werden und erklären sich aus der beträchtlichen Breite der mit häutigen Rändern übergreifenden Kronlappen. In der geöffneten Blüte findet dies Übergreifen nicht mehr statt und die gegenseitige Stellung wird quinkunzial. In der Knospe sind die Kronzipfel so dicht zusammengedreht, daß sie eine scharfe, stechende Spitze bilden. Die Kronenröhre ist leicht nach außen gekrümmt, sehr fest, vielnervig, auf der Außen- und Innenseite mit kurz palissadenförmigen, kräftig kutinisierten Epidermiszellen ausgestattet, welche lockeres Grundparenchym zwischen sich nehmen. Die Festigkeit aller dieser Elemente und der hermetische Zusammenschluß der Kronzipfel im Knospenzustande bedingen, daß die jungen, nie zwischen Blattwerk verborgenen, sondern im Gegenteil an den Enden der Zweige zusammengedrängten Blüten vorzüglich gegen Verdunstung geschützt sind und daher auch dem Trocknen zu Herbarzwecken langen, erfolgreichen Widerstand entgegenstellen. Die Farbe der Krone ist glänzend scharlachrot, etwa zwischen 14 und 15 der Chromotaxia von Saccardo. — Während der Kelch bestehen bleibt, ist die Krone abfällig.



Fig. 4. Andrözeum, gespalten und in eine Ebene ausgebreitet, um die unregelmäßig wechselnde Länge der Staubblätter zu zeigen.

Das Andrözeum und seine Beziehungen zur Blumenkrone weisen eine Reihe von Eigentümlichkeiten auf, über welche in der Literatur zum Teil widersprechende Angaben vorliegen. Die Zahl der Staubblätter schwankt zwischen 10 und 15. Hinsichtlich ihrer Länge berichtet Niedenzu, daß *F. spinosa* zehn obdiplostemone Staubblätter habe, von denen die fünf epipetalen die kürzeren seien und bildet dies Verhalten außer für *F. spinosa* H.B.K. auch für *F. splendens* Engelm. ab[1]). Nash l. c. erwähnt davon nichts und die Originaldiagnose der *F. spinosa* H.B.K. ist auf ein Exemplar ohne Blüten gegründet. Ich selbst kann wegen Mangel an Material zu der angeblichen Obdiplostemonie von genannter Art keine Stellung nehmen, finde aber an reichlichem Material von *F. formosa* und spärlicherem von *F. splendens* und *F. Macdougalii*: 1. daß die Staubblätter in einem einzigen Kreise stehen, und 2. daß ihre Länge unregelmäßig wechselt (Fig. 4). Infolge ihrer unbestimmten Zahl kann von einer unveränderlichen Orientierung des Andrözeums zu Krone und Gynäzeum nicht die Rede sein. Es wäre nun das nächstliegende gewesen, die Entstehung des Andrözeums entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen, um alle Zweifel zu lösen. Unglücklicherweise aber lagen die Standorte der *Fouquiera formosa* zur entsprechenden Zeit gerade in der Kampfzone der sich um Mexiko schlagenden Parteien und waren daher unzugänglich; aber es kam mir ein gün-

1) Natürl. Pflzfam. l. c. S. 298 und Fig. 136 *G* und *J*.

stiger Zufall insofern zu Hilfe, als ich Anfang Juli, als die Mehrzahl der Äste bereits große Knospen und offene Blüten zeigte, einzelne verlaubte Blütensprosse fand, in welchen Kelch und Krone übermäßig blattartig entwickelt, die Sexualblätter aber, wohl in Korrelation dazu, sehr zurückgeblieben waren. In dem jüngsten zur Verfügung stehenden Zustande, in welchem eine Ausgliederung von Filament und Anthere noch nicht eingetreten war, hatten die Staminalhöcker bereits eine ungleiche und nicht regelmäßig abwechselnde Größe (Fig. 5). In diesem Falle darf wohl von der leichten Mißbildung, wie sie die Verlaubung darstellt, auf das normale Verhalten geschlossen werden. — Gegen das verbreiterte untere Ende hin sind die Staubfäden, zumal nach innen, schwächer auch auf den anderen Seiten, dicht mit glashellen, langelliptischen, einzelligen Papillen bekleidet, welche, indem die flankenständigen sich untereinander verflechten, dem ganzen Andrözeum einen monadelphischen Anstrich geben. Bei *F. splendens* und anderen Arten besitzen die Staubfäden unterwärts auf der Innenseite noch einen ligulären, gleichfalls papillösen Anhang. — Die Insertion der Staubblätter ist nach der auf *F. formosa* begründeten Gattungsdiagnose unterständig; ebenso heißt es in DC. Prodr. III. p. 349: stamina 10—11, hypogyna, corollae non adnata. Der Längsschnitt durch die Blüte von *F. formosa* ergab mir das in Fig. 6 dargestellte Bild, welches mit den obigen Angaben in Einklang steht; immerhin könnte man, da beide Kreise in ziemlich gleicher Höhe stehen, mit etwas mehr Recht sagen, die Staubbblätter seien neben der Krone eingefügt. Diesem in der Literatur niedergelegten und von mir bestätigtem Verhalten stehen nun einige neuere, etwas abweichende Angaben gegenüber. Engelmann[1]) gibt eine leichte Vereinigung von Staubfäden und Krone bei *F. splendens* an. Nash l. c. S. 450 stellt fest: »stamens adnate to the corolla-tube at the very base« — was mir immer noch vereinbar mit der Tatsache einer ± gleichhohen Insertion erscheint. Niedenzu spricht sich l. c. über die Einfügung des Andrözeums überhaupt nicht aus, aber seine Figuren 136 *E* (*F. splendens*) und *J* (*F. spinosa*) stellen unzweifelhaft eine ziemlich hoch hinaufreichende Vereinigung von Kronenröhre und Staubblättern dar. Ich selbst habe an den Blüten von *F. splendens* das Verhalten von *F. formosa* gefunden. Vielleicht erklärt sich die, wie es scheint, irrtümliche Darstellung Niedenzus dadurch, daß an Herbarmaterial, welches jenem Autor doch wohl einzig zur Verfügung gestanden hat, die Basis der Staubfäden durch die daselbst befindlichen Haare fest unter sich und mit der Kronenröhre verklebt war, infolge der beim Trocknen oder Pressen unvermeidlichen Zersetzung der Gewebe.

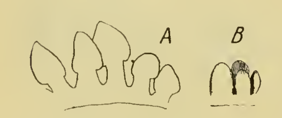


Fig. 5. Entwicklung des Andrözeums; *A* älterer, *B* jüngerer Zustand.

1) Engelmann, G., Works p. 47.

Dazu kommt, daß die Krone beim Abfallen das Andrözeum mit sich führt; da aber der unterste Teil der Krone etwas eingezogen ist und die Staubfäden, wie gesagt, unterwärts aneinanderhaften, so erklärt sich die Auffassung sehr einfach, daß beide Organe in ein Stück verschmolzen sind. — Die Antheren haben die in der Literatur hinlänglich beschriebene Gestalt und seitliche Dehiszenz. Der sehr reichliche Pollen besteht aus großen, glatten Körnern mit drei Keimporen.

Das Gynäzeum (Fig. 6) ist weder einem Diskus aufgesetzt, noch von einem solchen umgeben, so daß die Blüten nektarlos sind. Es besteht aus einem kugelig-eiförmigen Fruchtknoten und einem langen, steifen, nach oben dreiteiligen Griffel, dessen Schenkel über die Mittelnerven der Fruchtblätter fallen. Der Fruchtknoten ist im untersten Teile dreifächerig mit zentralwinkelständigen Plazenten; im mittleren und oberen Teile einfächerig, aber mit bis zur Mitte vorspringenden und beinahe sich berührenden Plazenten; die Höhlung des Fruchtknotens setzt sich in den Griffel fort. Die Ovula stehen zu wenigen in zwei Längsreihen schief aufwärts an den Plazenten, so daß die Raphe nach innen und die Mikropyle nach unten und außen gerichtet ist (Fig. 6). Von den beiden Integu-

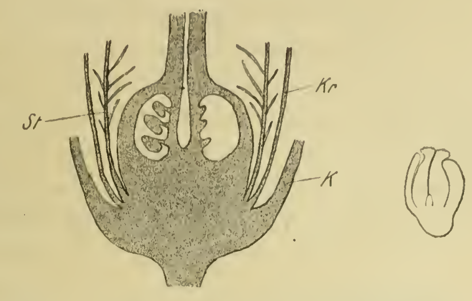


Fig. 6. Links: Längsschnitt durch den unteren Teil der Blüte. *K* Kelch, *Kr* Krone, *St* Staubblätter mit Haaren. — Rechts: Samenanlage.

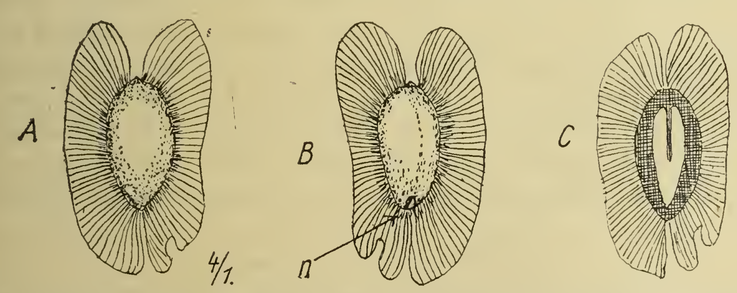


Fig. 7. Samen, *A* von der Rücken-, *B* von der Bauchseite; *n* Nabel. *C* Längsschnitt.

menten ist das äußere dünn und ziemlich kurz, das innere dagegen springt knopfförmig nach außen vor und besitzt in seiner Mitte einen engen und langen Mikropylarkanal, der abwärts zu dem tief gelegenen, zur Blütezeit, wie es scheint, noch nicht voll entwickelten Embryosack führt. Die Früchte sind zylindrisch-kegelförmige Kapseln; die von *F. formosa* haben im halbreifen Zustande eine leuchtend rote Färbung, sehen also eigentümlicherweise wiederum den Blütenknospen ähnlich; im reifen Zustande sind sie

gelbbraun und von 2—3 cm Länge. Schließlich öffnen sie sich lokulizid von oben nach unten in drei schief aufwärts abstehende Klappen; sie werden dabei einfächerig, insofern die im unteren Teile vorhanden gewesenen Scheidewände obliterieren und die drei Plazenten in der Mitte zu einem säulenförmigen Körper zusammenschließen. Die wenigen in jeder Kapsel vorhandenen Samen sind der Mittelsäule angeheftet, vom Rücken her zusammengedrückt, hellbraun, mit weißer, nach den Seiten in einen breiten Flügel ausgezogener Außenschicht der Testa (Fig. 7). Bei *F. formosa* und *F. splendens*, deren Samen mir zur Verfügung standen, zerfasert sich die Testa schließlich in einen Mantel resp. Schopf weißer, zierlich gegitterter Haare, welche Spiraltracheiden nicht unähnlich sehen; diese Haare sind also hier nicht Anhänge der Epidermiszellen, sondern diese selbst. Das Endosperm ist schwach entwickelt, etwa nur vier Zellschichten dick, weder in ihm noch im Embryo findet sich Stärke. Letzterer enthält Öltropfen, er ist gerade, mit kurzer, zylindrischer Radikula und breiten, flachen Kotyledonen (Fig. 8). Die Keimung erfolgt etwa nach einer Woche und ist epigäisch, die ersten Blätter des Keimlings sind ganzrandig und alternierend. Leider gingen, ohne erkennbare Ursache, alle Keimlinge bald zugrunde.

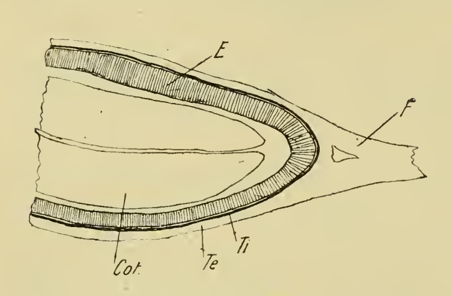


Fig. 8. Teil des Querschnittes eines Samens. *Te* äußere, gegitterte Testa. *Ti* innere, dunkle Schicht der Testa. *F* Flügel der Testa. *E* Endosperm. *Cot* Kotyledonen.

Die Beschreibung der Reproduktionsorgane möge mit der Darstellung des Diagramms und der Blütenformel, beide zunächst nur von *F. formosa* abgeleitet, schließen. Ersteres ist in Fig. 5 wiedergegeben, letztere lautet wie folgt: ✻ ☿ K5 C(5) A10—15 G($\underline{3}$). Allerdings wird die aktinomorphe Symmetrie durch die leichte Krümmung der Kronröhre ein wenig in die zygomorphe umgewandelt und durch die ungleiche, regellos wechselnde Länge der Staubblätter sogar zur Asymmetrie übergeführt.

§ 3. Systematische Stellung.

Die Ausführungen der beiden vorigen §§ enthalten die Tatsachen, welche in Betracht kommen, wenn wir der Gattung *Fouquiera* (einschl. *Brownia* und *Idria*) einen Platz im System anweisen wollen. Um die bisher geäußerten Anschauungen in zeitlicher Folge aufzuführen, so wurde die Gattung 1823 von Kunth[1]) begründet und ihr Anschluß zwischen der Portulacee *Talinum* und der Crassulacee *Cotyledon* gesucht, aber auch auf Beziehungen zu *Cantua* (Polemoniacee), *Epacris*, *Befaria*, *Clethra*

1) Humboldt, Bonpland, Kunth, Nov. gen. et spec. VI. p. 65.

(Ericaceen) und *Stereoxylon* (Saxifragacee) hingewiesen. De Candolle stellte im Prodrom. III. (1828) die neue Familie der Fouquieraceen auf und brachte sie zwischen den Turneraceen und Portulaceen unter. Endlicher (in den Genera plantarum, 1836—1840) führt sie als zweifelhafte Familie am Schluß der Frankeniaceen auf. Liebmann betrachtete seine neue Gattung *Philetaeria* (= *Fouquiera*) 1850 als anomale Polemoniacee. Die Genera plantarum von Bentham und Hooker (1862—1867) begründen auf unsere Gattung die 3. Tribus der Tamariscineen und bestimmen damit ihren Platz bis auf die neueste Zeit, wenn es auch durchaus nicht an gelegentlichem Widerspruch gefehlt hat. So läßt Baillon (1888) *Fouquiera* nur mit großem Bedenken bei den Tamariscineen und weist auf Beziehungen zu Convolvulaceen und Polemoniaceen, zu *Desfontainea* (unsichere Loganiacee) und Gentianaceen hin. Nash (1903) betont Beziehungen zu den Polemoniaceen (*Cantua*, *Gilia*), und ebenso Robinson (1904), wenn er auch den Abstand zwischen *Fouquiera* und *Cantua* nicht unterschätzt. von Wettstein (1903—1908) beläßt die Fouquieriaceen als selbständige Familie neben den Tamaricaceen und ebenso Engler in allen Veröffentlichungen seit 1897; in der letzten Auflage des Syllabus von 1912 bilden sie eine Unterreihe, welche mit den Theineae, Tamaricineae, Cistineae usw. den Parietales zugehört.

Das ist im wesentlichen die Übersicht der über dle systematische Stellung unserer Gattung bzw. Familie geäußerten Anschauungen. Sie sind so widerspruchsvoll, daß es wenig verlockend erscheint, sie um eine weitere zu vermehren. Wenn ich es trotzdem unternehme, so geschieht es, weil ich meine, daß meine Vorgänger einen fruchtbaren Gesichtspunkt nicht zur Geltung gebracht haben. Ehe ich ihn aber entwickle, sei zuvörderst über die geäußerten Vorschläge kritische Umschau gehalten. Diese gehen soweit auseinander, daß sie sogar zwischen Polypetalen und Sympetalen schwanken. Innerhalb der ersteren kommen zumal die Verwandtschaftskreise der Crassulaceen und Tamaricaceen in Betracht; zu jenen sind die Beziehungen wohl äußerst locker; für letztere ist die als parietal aufgefaßte Plazentation, das vielzählige Andrözeum, die behaarten und geflügelten Samen, sowie die Ligularbildungen der Staubfäden herangezogen worden, wenn auch die etwaigen Übereinstimmungen nur bei einem Teile der kleinen und in sich durchaus nicht einheitlichen Familie der Tamaricaceen vorhanden sind und der ausgesprochen sympetale Charakter der Blumenkrone von *Fouquiera* dabei gänzlich außer acht gelassen wird. Nun sind zwar sympetale Polypetalen bekannt: *Bryophyllum* und andere Crassulaceen, die ♂ Blüte von *Carica*, die Rutacee *Correa*, die Winteranacee *Cinnamosma* sind geläufige Beispiele; dann aber sichern doch die übrigen Organisationsverhältnisse die Zugehörigkeit zu der betreffenden Familie. Das ist nun aber hier durchaus nicht der Fall. Denn die den Fouquieraceen zugeschriebene parietale Plazentation, die doch ihren

Anschluß an die »Parietales« erweisen soll, findet sich in derselben Form mit weit nach innen vorragenden Plazenten in verschiedenen Familien. Bei einigen Styraceen[1]), bei der Hydrophyllacee *Nama*[2]) springen die Samenleisten scheidewandartig in das Innere des Fruchtknotens vor, ohne zusammenzustoßen; bei den Gesneriaceen ist dies die Regel, ohne daß doch in allen diesen Fällen jemand daran denken würde, über die Sympetalie der Krone hinweg diese parietale Plazentation zur Annäherung an gewisse polypetale Gruppen zu verwerten. Dazu kommt, daß mit zunehmender Fruchtreife die Plazenten von *Fouquiera* (ähnlich wie bei *Martynia*) tatsächlich zu einem axilen Gewebekörper verwachsen und damit die parietale Plazentation in die zentralwinkelständige übergeht. Endlich sei darauf hingewiesen, daß das Endosperm der Samen von *Tamarix* stärkehaltig, das von *Fouquiera* stärkefrei ist. Aus den dargelegten blütenmorphologischen Gründen halte ich dafür, daß *Fouquiera* aus dem Verwandtschaftskreise der Parietales und überhaupt aus den Polypetalen herauszunehmen ist. — Schließlich könnte für die Zugehörigkeit der Fouquieraceen zu den Tamaricaceen noch eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Holzkörpers geltend gemacht werden. *Fouquiera* und *Tamarix* haben sehr breite, 4—5-reihige Markstrahlen. Dem stehen jedoch als Verschiedenheiten gegenüber das Holzprosenchym, welches bei *Tamarix* einfach getüpfelt, bei *Fouquiera* deutlich hoftüpfelig ist, und das einfache Mark von *Tamarix* und das gefächerte von *Fouquiera*. Außerdem wird das gemeinsame Merkmal der breiten Markstrahlen wieder abgeschwächt durch das gänzliche Fehlen dieses Gewebes bei der gleichfalls (ob mit Recht?) den Tamaricaceen zugezählten Gattung *Reaumuria*. Wie man sieht, kann die Stammanatomie ebensowenig wie die Blütenmorphologie den Zusammenhang zwischen Fouquieraceen und Tamaricaceen erhärten. — Damit ergibt sich aber die weitere Aufgabe, innerhalb der Unterklasse der Sympetalen für die Fouquieraceen einen geeigneten Platz auszumachen. Der oben gegebene Überblick über die Geschichte der Gattung zeigt, daß von Anfang an bis zur Gegenwart Beziehungen zu den Polemoniaceen betont worden sind. Ich habe aber den Eindruck, daß es nicht sowohl die übereinstimmende Dreizahl der Karpiden, als vielmehr eine hochgradig habituelle Ähnlichkeit im äußeren Anblick der Blüten gewesen ist, die dazu veranlaßt hat, wie ein Vergleich der Blüten von *Fouquiera formosa* mit denen von *Loeselia spinosa* und zumal von *Cantua buxifolia* beweist. Im einzelnen herrschen doch wesentliche Unterschiede: die Polemoniaceen weichen ab durch die fest bestimmte Zahl der Staubblätter und ihre Vereinigung mit dem Krontubus, die typisch zentralwinkelständige Plazentation, das Vor-

---

1) Vgl. *Styrax Weberbaueri*, Pflanzenreich IV. 241, S. 64, Fig. 8; auch S. 29, Fig. 4 *F*.

2) Natürl. Pflzfam. IV. 3 a, S. 69, Fig. 30.

handensein eines deutlichen Diskus usw. So dürfte ein naher Anschluß beider Familien kaum zu befürworten sein. Dagegen möchte ich nun folgenden neuen Vorschlag machen, unter Hinweis auf die oben erörterten blütenmorphologischen Verhältnisse: Die Zahl der Staubblätter ist schwankend; ihre Länge und die Reihenfolge der Dehiszenz sind unregelmäßig; die Ligularbildungen am unteren Drittel der Staubfäden finden sich bei einigen und fehlen bei anderen Arten; die Vereinigung des Andrözeums mit der Kronenröhre fehlt oder ist äußerst kurz; die Präfloration der Kronenzipfel ist verschiedenartig. Nach Maßgabe der modernen Anschauung sichern diese primitiven und nicht gefestigten Verhältnisse unserer Familie eine Stellung am Anfang der Sympetalenreihen, — wie sie aus gleichen Gründen den Ericaceen zugebilligt wird; auch hier finden sich polypetale und sympetale Krone, ein von ihr unabhängiges und mit ihr vereintes Andrözeum, ober- und unterständiger Fruchtknoten usw. Im besonderen ließen sich die Fouquieraceen vielleicht am Anfange der Ebenales unterbringen, um damit auf die Ähnlichkeiten hinzuweisen, welche die dieser Reihe zugehörigen Styraceen mit den Fouquieraceen bekunden. In diesem Verwandtschaftskreise kommen selbst bei so nahe verwandten Familien, wie den Symplocaceen und Styraceen, die sogar von manchen Autoren in eine einzige zusammengefaßt werden, noch bedeutende Schwankungen in wichtigen Charakteren vor: ein- und mehrreihiges Andrözeum, unter- und oberständiger, vollkommen und unvollkommen gefächerter Fruchtknoten. Auch der Besitz zweier Integumente würde *Fouquiera* nicht aus dieser Gemeinschaft ausschließen, denn innerhalb der Ebenales haben die *Sapotineae* ein, die *Diospyrineae* aber zwei Integumente. Immerhin müßte den Fouquieraceen jedenfalls der Rang einer besonderen Familie gewahrt bleiben in Ansehung ihres eigenartigen Andrözeums, des Baues der Testa und ihrer ganz einzig dastehenden Dornbildung. Auch einer Stellung an den Anfang der Tubifloren und einer Überleitung zu den Polemoniaceen ließe sich das Wort reden, wenn mir auch jene Stellung, die eine Einleitung in die Ebenales zum Ausdruck bringt, den Vorzug zu verdienen scheint. Gleichviel, ob man sich für die eine oder die andere Reihe entscheidet, was stets hypothetisch bleiben wird, — das wesentliche erscheint mir, die Fouquieraceen überhaupt als einen primitiven Typus der Sympetalen aufzufassen. Möglich, daß er seinerseits einen rückwärtigen Anschluß an die Parietales unter den Polypetalen findet.

§ 4. Geographie, Ökologie, Biologie.

Die Fouquieraceen sind in zwei nahe verwandten Gattungen *Fouquiera* (inkl. *Bronnia* und *Philetaeria*) und *Idria* mit acht bzw. einer Art vom südlichen Kalifornien durch die Hochebenen des nördlichen und mittleren Mexiko verbreitet; ihre Südgrenze erreichen sie, soweit die vorliegenden Beobachtungen erkennen lassen, im Staate Oaxaca. Es fällt damit ihr

Verbreitungsgebiet in das der verglichenen Sympetalengruppen hinein, hat aber mit dem der nur altweltlichen Tamaricaceen nichts zu schaffen, — ein Grund mehr, sie auch systematisch nicht miteinander in Beziehung zu setzen.

Sämtliche Arten sind ausgesprochene Xerophyten, welche ihren Wasserhaushalt durch den Besitz eines dicken und saftigen Rindenparenchyms und durch ihren in der trockenen und kalten Jahreszeit sein Maximum erreichenden Blattfall regeln. Freilich ist die Erneuerung der Blätter weit davon entfernt, eine allgemeine zu sein; die in Vollblüte stehenden Sprosse sind meist blattlos, doch kommen individuelle Unterschiede bis zu dem Grade vor, daß man beblätterte und fast blattlose Exemplare nebeneinander treffen kann. Während der Regenzeit, zumal im Juli und August, trifft man vollbeblätterte Bäume. Knospenschuppen werden nicht gebildet, sondern die jungen Blattanlagen, an welchen die Entwicklung der Spreite gegen den kräftigen Mittelnerven zurücktritt, sind umeinander herumgewickelt, wie es schon für die Kronzipfel beschrieben wurde. Ökologisch bekunden die Fouquieraceen ihre Xerophilie durch ihre Vergesellschaftung mit anderen Xerophyten; so z. B. *Fouquiera formosa* nahe der Stadt Mexiko mit Kakteen, Agaven, blattwechselnden Mimosen und *Bursera cuneata*, und zumal im nördlichen Mexiko treten sie als führende Glieder in Xerophytenformationen ein. Von besonderem Interesse scheint die Tatsache, daß ich nirgends (an den hiesigen Standorten) jungen Nachwuchs auffinden konnte, während er für Kakteen und Agaven reichlich existiert. Es sollte überhaupt der freiwilligen Regeneration holziger, zumal baumartiger Xerophyten größere Beachtung geschenkt werden; im vorliegenden Falle habe ich den Eindruck, daß es nach dem Absterben der betreffenden alten Bäume um die Erhaltung des Standortes schlimm aussehen würde — eine Meinung, die sich mir auch beim Anblick mancher alten Xerophytenbestände in Chile aufdrängte.

Die Blüten sind ausgeprägt ornithophil, ihre gedrängte Stellung an den Enden der blattlosen Zweige, also am Umfang der Baumkrone, das leuchtende Scharlachrot der großen (2—3 cm langen) steifen Blumen, welches zu dem intensiven Gelb der weit herausragenden und spreizenden Staubblätter einen wirkungsvollen Gegensatz bildet; die beträchtliche Menge des leicht stäubenden, großkörnigen Pollens — alles dies macht die Blüten auffällig und zur Ornithophilie geeignet. An einem sonnigen Vormittag im November 1914 waren die Bäume von *Fouquiera formosa* von Kolibris umschwirrt. Da die Blüten nektarlos sind, so kann die Ausbeute wohl nur in Blumen besuchenden Insekten (und den Antheren?) bestanden haben. Der Fruchtansatz ist, da viele Blüten abfallen, nicht sehr beträchtlich. Die langbehaarten Samen werden durch den Wind verstreut.

Es ist nun interessant zu bemerken, daß in Mexiko ein anderer Baum vorkommt, der unserer *Fouquiera formosa* im Gesamteindruck nicht un-

ähnlich ist; ich meine die Papilionacee *Erythrina corallodendron*, welche ihre großen, festen, scharlachroten Blüten ebenfalls gegen die Enden der blattlosen Zweige zusammengedrängt trägt. Einige Arten dieser Gattung sind als ornithophil bekannt[1]). Die mexikanische Landbevölkerung ist sich der Ähnlichkeit dieser Bäume wohl bewußt; sie nennt hier in der Umgegend die *Erythrina* »colorin«, die *Fouquiera* aber »colorin cimarron« (= wilden oder falschen colorin).

Es war meine Absicht gewesen, die »Harz«-Bildung in den Stämmen von *F. splendens* und das Vorkommen von Wachs und Saponin in der Rinde einiger Arten zu untersuchen, aber die Unterbrechung jeglichen Bahnverkehrs infolge der Revolution vereitelte die Beschaffung des nötigen Materials.

1) Natürl. Pflzfam. III. 3, S. 93.

Mexiko, September 1915.